

シロバナサクラタデは異形花柱性種である

平塚 明, 中尾 良^o

東北大学大学院理学研究科生物学教室 980-77 仙台市青葉区荒巻字青葉

Persicaria japonica (Meisn.) H. Gross, a Heterostylous Species in the Polygonaceae

Akira HIRATSUKA and Ryo NAKAO^o

Biological Institute, Graduate School of Science, Tohoku University
Sendai, 980-77 JAPAN

(Received on October 28, 1995)

Persicaria japonica (Meisn.) H. Gross, was confirmed to be a heterostylous (distylous) species, which is a new record in the genus *Persicaria*. The distyly of *P. japonica*, i. e., long styled flowers (pin) and short styled flowers (thrum), obviously plays a role as self-incompatibility system. This was confirmed by artificial crossing experiments. Illegitimate pollination experiments were done by (1) artificial selfing, i. e., crossings of long-styled flowers (pin) by its own short stamens or short-styled flowers (thrum) by its own long stamens, (2) crossings of pin flowers by pin flowers or thrum flowers by thrum flowers of different individuals, and (3) pollination in bagged inflorescences. Seed setting rates by these experiments were very low. On the contrary, two legitimate crossings, i. e., between pin and thrum flowers or between thrum and pin flowers, produced higher seed numbers. However, crossings between pin flowers and thrum flowers were most productive. Pollen grains of thrum flowers were larger than those of pin flowers, but the number of pollen grains per flower of pin flowers was larger than that of thrum flowers. This fact indicates that *P. japonica* possesses some functional differentiations in its self-incompatibility system, although it has typical distyly flowers in their floral morphology.

シロバナサクラタデ (*Persicaria japonica* (Meisn.) H. Gross) はタデ科の多年生草本で、日本列島・朝鮮南部・中国に広く分布する (大井 1953, 北川 1982)。水辺に生育することが多く、種子および地下茎によって増える。本種の繁殖様式に関する記載には、雌雄異株とするものが多い (大井 1953, 北村・村田 1961, 長田 1981, 北川 1982, 奥山 1984)。しかし牧野 (1955) は「株により長雄蕊短花柱の花と、短雄蕊長花柱の花とがある」と記載している。

被子植物には多様な性表現が存在するが、多数を占めるのは一つの花に雄ずいと花柱が共存する

両性花である。両性花をつける種には、柱頭と葯の高さで特徴づけられる花の多型を示す種がある。このような繁殖器官の多型性は異形花柱性 (または異花柱性 heterostyly) と呼ばれるが、この用語を初めて用いたのは Darwin (1877) である。異形花柱性には、花柱が長く雄ずいが短い長花柱花 (pin) と花柱が短く雄ずいが長い短花柱花 (thrum) の二つの花型をもつ二異形花柱性と、短花柱花・中花柱花・長花柱花の三つの花型を持つ三異形花柱性がある。二異形花柱性種では、長花柱花と短花柱花との間で柱頭と葯の高さの相補的多型、つまり長花柱花の柱頭の位置は短花柱花

の葯の位置に一致し、長花柱花の葯の位置は短花柱花の柱頭の位置に一致することが見られる (Ganders 1979). これを柱頭と葯の高さの相互的配置 (reciprocal herkogamy) と呼ぶ.

多くの場合、異形花柱は柱頭と葯の高さの相互的配置に並んで、自分の花の花粉ないしは自分と同型の花の花粉が受粉しても稔実しない自家不和合性を伴う (Ganders 1979). この現象を初めて実験的に交配を行って証明したのは Darwin (1877) である. 真の異形花柱性の証拠としては、制御された受粉実験により花型内不和合性システムを、柱頭と葯の高さの相互的配置とともに示すことになっている (Barrett 1992). Darwin (1877) は、異形花柱性の機能について短花柱花と長花柱花の間で柱頭と葯の位置が対応しているため、短花柱花花粉が長花柱花柱頭へ、長花柱花花粉が短花柱花柱頭へという方向的な受粉 (適法受粉, legitimate pollination) が促進されると考えた. これに対し、同じ花型間の受粉を非適法受粉 (illegitimate pollination) と呼んだ. 異形花柱性はまた、花型間に他の形質の違いを伴うことが多い. 一般に異形花柱性種は花粉サイズ、花当たりの花粉粒数の多型を示す (Ganders 1979). 多くの二異形花柱性種では短花柱花花粉の方が大きい (Darwin 1877, Bahadur 1963, Dulberger 1974). そして長花柱花花粉の小型サイズと相関して、長花柱花が短花柱花より多くの花粉をつくる (Ganders 1976).

本研究では、シロバナサクラタデの異形花柱性を確認するために、野外集団の花の花器形態の観察からその変異性を明らかにし、受粉実験により他殖を促進する機構としての自家不和合性の交配システムを明らかにした.

調査地、材料と方法

現地調査と材料の収集—シロバナサクラタデの採集は次に上げる4箇所において、いずれも1990年の8月から9月にかけて行なった.

宮城県名取市閑上：海岸近くのクロマツ林の林縁から林床にある窪地. 交配実験用個体、柱頭と葯の高さの計測用の個体、花粉数・花粉直径測定用の個体を採集した.

宮城県七ヶ浜町阿川沼：水田が沼近くまであり、沼と水田にはさまれた場や水田の一部にシロバナサクラタデが集団をつくっている. ここから柱頭と葯の高さの計測用個体、花粉数・花粉直径測定用の個体を採集した.

青森県三沢市小河原湖：湖岸のヨシが優占する群落中から、柱頭と葯の高さの計測用個体を採集した.

埼玉県浦和市田島ヶ原：湿地の集団から交配実験用の個体を採取した. この集団では短花柱花しか見出せなかった. なおここではサクラタデ *Persicaria conspicua* (Nakai) Nakai も生育していた.

形態の測定—柱頭と葯の高さの計測：柱頭と葯の高さは、1990年8月阿川沼、閑上、小河原湖の3調査地から採集した40~57花を用いて実体顕微鏡下で測定した.

花粉数・花粉サイズ：花粉数は、閑上集団からの49花と、阿川沼からの40花について花当りの全数を光学顕微鏡下で数えた. 葯内の花粉の最大直径は、閑上からの83個、阿川沼からの42個について東北大学理学部の走査型電子顕微鏡 (JEOL JSM-840) で計測した.

受粉実験—以下の実験は宮城県仙台市の東北大学生物実験園で行った.

自家受粉 (self pollination) と非適法受粉 (illegitimate pollination)：1990年6月上旬に閑上で採集し圃場で生育させた長花柱花個体10個体・短花柱花個体9個体の花序を用いて人工的に自家受粉を行なった. 受粉は同年9月19日から10月19日まで毎日、午前10時から12時の間に、ピンセットで雄ずいを摘んで直接葯を同じ花の柱頭に触れさせて行なった. 受粉後、ポリエステル長繊維不織布 (ユニチカ製) で作製した袋 (横 3 cm × 縦 15 cm) で花序を被い、訪花昆虫を締め出すとともに、脱落種子をとらえるようにした. なお、対照実験として袋掛けをただけで人工自家受粉は行なわない処理も設定した. 10月下旬に花序を採取し、稔実種子を数えた.

同様に採集し生育させた長花柱花個体3個体、短花柱花個体3個体を用いて非適法受粉を行なった. なお、閑上長花柱花個体の柱頭には阿川沼長

花柱花の花粉を、閑上短花柱花個体の柱頭には田島ヶ原短花柱花の花粉を受粉させた。花粉を受ける側の花はあらかじめ除雄した。10月下旬に花序を採取し、稔実種子を数えた。

適法受粉 (legitimate pollination) : 1991年5月10日に、前年閑上から採集し栽培していた個体の根茎からラメットを切り離し、生重量を約0.1 gに切り揃えた。川砂を入れたワグネルポット (1/5000 a) を、両花型両条件につき8ポット用意し、1ポットについて1ラメットを移植した。同年6月12日より水耕液 (Epstein 1972) を窒素濃度 3 M に調整し1週間に1回100 ml ずつ与えた。花期の始まった8月下旬に昆虫による受粉を避けるために、茎の先端をポリエステル不織布でつくった袋 (横20 cm×縦30 cm) で被った。両型個体とも半数は全く受粉させず (「袋かけ」)、半数は開花した花の全てを受粉させた (「適法受粉」)。8月下旬から10月上旬まで毎日午前10時から12時の間に、短花柱花個体には長花柱花の花粉を、長花柱花個体には短花柱花の花粉を、ピンセットで雄ずいを摘んで直接葯を柱頭に触れさせて受粉させた。花粉を受ける側の花はあらかじめ除雄した。花期が終わった後の同年10月14日に花序を採取し、稔実種子を数えた。

3集団間での各花型の柱頭と葯の高さの比較と、受粉実験での花型間の稔実率 (個体ごとの平均稔実率) の比較については二元分散分析 (ANOVA, Sokal and Rohlf 1969) を行なった。花型間あるいは2集団間の花粉数・花粉サイズの比較についてはt検定を行なった。

結 果

柱頭と葯の高さ (Table 1) : 三つの生育地でそれぞれ花柱が長く花糸が短い花 (長花柱花) と、花柱が短く花糸が長い花 (短花柱花) の明瞭な二型が認められた (Fig. 1)。長花柱花と短花柱花が一個体に混在することはなかった。阿川沼集団では1234個体の内、667個体 (54.1%) が長花柱花個体であり、567個体 (45.9%) が短花柱花個体であった。閑上集団と小河原湖集団でも花型比はほぼ1:1であった。

長花柱花柱頭の高さと短花柱花葯の高さは近く、長花柱花葯の高さと短花柱花柱頭の高さは近かった。3集団間では各花型の柱頭と葯の高さについて違いがあった (ANOVA, 長花柱花柱頭 $F=126.50$ $P<0.0001$, 長花柱花葯 $F=30.21$ $P<0.0001$, 短花柱花柱頭 $F=240.93$ $P<0.0001$, 短花柱花葯 $F=10.09$ $P<0.001$)。

花粉数・花粉サイズ (Table 1) : 閑上では花型間に花当たり花粉数に違いはなかったが ($t=-1.82$ 有意差なし), 阿川沼では短花柱花は長花柱花より花当たり花粉数は少なかった ($t=-2.16$ $p<0.05$)。両集団とも、短花柱花は長花柱花より花粉サイズは大きかった (閑上: $t=21.23$ $p<0.0001$, 阿川沼: $t=4.47$ $P<0.0001$)。閑上と阿川沼の間では同花型の花粉サイズに差はなく (長花柱花花粉サイズ $t=0.66$ 有意差なし, 短花柱花花粉サイズ $t=0.83$ 有意差なし), 集団内での異花型間のサイズの差も同じ程度であった。しかし、花当たり花粉数は両花型について、それぞれ阿川沼の方が有意に多かった (長花柱花花粉数 $t=-9.69$ $p<0.0001$, 短花柱花花粉数 $t=-13.37$ $p<$

Table 1. Stigma height and anther height of *Persicaria japonica* (mean \pm standard deviation)

Population	Yuriage		Agawanuma		Ogawarako	
	Pin	Thrum	Pin	Thrum	Pin	Thrum
Stigma height (mm)	3.46 \pm 0.27	1.38 \pm 0.09	2.42 \pm 0.20	1.17 \pm 0.09	2.57 \pm 0.30	1.82 \pm 0.14
Anther height (mm)	1.54 \pm 0.08	2.89 \pm 0.14	1.29 \pm 0.12	2.80 \pm 0.24	1.38 \pm 0.20	3.07 \pm 0.25
No. of pollen grains per flower	622 \pm 110	576 \pm 68	950 \pm 110	883 \pm 95	—	—
Pollen diameter (μ m)	51.3 \pm 4.3	56.3 \pm 5.4	50.8 \pm 2.5	56.5 \pm 4.9	—	—

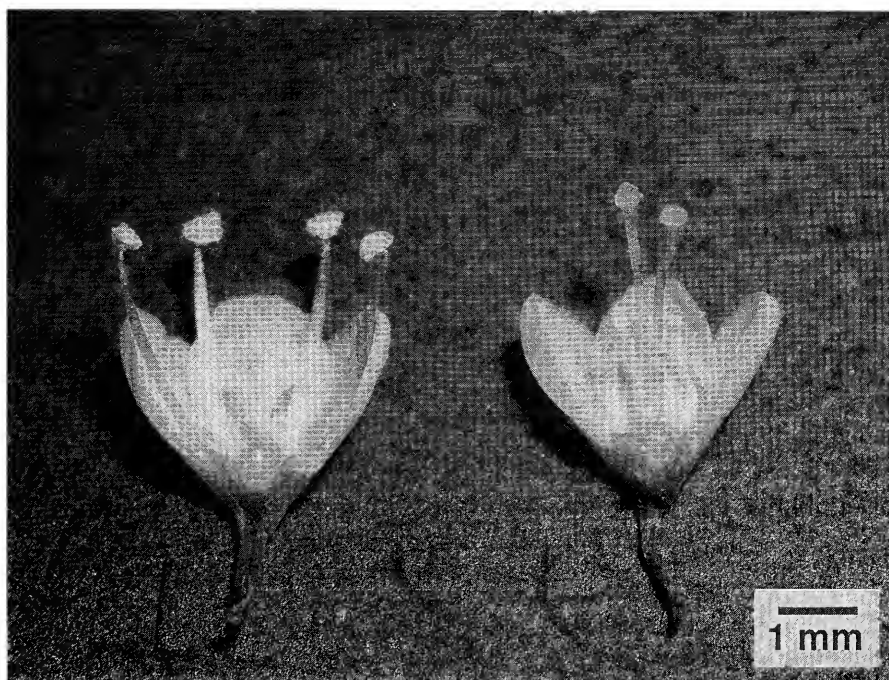


Fig. 1. Long styled flower (pin, right) and short styled flower (thrum, left) of *Persicaria japonica* (Meisn.) H. Gross.

0.0001).

自家受粉と非適法受粉 (Table 2): 人工受粉処理からは自家受粉によりほとんど稔実しないことが, 袋かけ実験からは自家受粉あるいは花序内の隣花受粉によってもほとんど稔実しないことがわかった. 異なる集団の同花型の間の受粉 (非適法受粉) でも, ほとんど種子はできなかった. 以上

のように, 本種では強い自家不和合性が見られた.

適法受粉 (Table 3): 適法受粉での稔実率は, 袋かけ個体の稔実率 (Table 3) や Table 2 の自家受粉, 袋かけ, 非適法受粉による稔実率のいずれをも上回った. 同じ適法受粉でも, 稔実率は長花柱花個体 (長花柱花雌×短花柱花雄) が上回った. 個体ごとの平均稔実率の比較でも, 長花柱花の稔

Table 2. Seed setting rates of illegitimate pollinations

Crosses (female×male)	No. of flowers	No. of seeds	Seed set
Self pollination			
Pin×Pin	182	2	0.011
Thrum×Thrum	372	5	0.013
Bagged			
Pin×Pin	142	0	0.000
Thrum×Thrum	1851	4	0.002
Illegitimate pollination			
Pin×Pin	41	3	0.073
Thrum×Thrum	40	0	0.000

Table 3. Seed setting rates of legitimate pollinations

Crosses (female×male)	No. of flowers	No. of seeds	Seed set	Mean seed set per plant
Bagged				
Pin×Pin	457	1	0.002	0.001
Thrum×Thrum	984	0	0.000	0.000
Legitimate pollination				
Pin×Thrum	548	302	0.551	0.520
Thrum×Pin	1117	335	0.300	0.303

実率が高かった (ANOVA, 長花柱花 0.520 ± 0.1214 , 短花柱花 0.303 ± 0.0565 , $F=21.16$ $P<0.001$). 袋かけでは, 長花柱花, 短花柱花ともほとんど稔実しなかった (ANOVA, 長花柱花 0.0014 ± 0.393 , 短花柱花 0.000 ± 0.0000 , $F=1.00$ 有意差なし).

考 察

シロバナサクラタデは異形花柱性種か: シロバナサクラタデの花の形態は明瞭に二型に分化していた (Table 1). 人為的に同じ花内で自家受粉させても (Table 2), 袋かけをして花序内での受粉のみを許しても (Table 2, 3), 遠く離れた集団に属する個体の同じ花型間どうしで受粉させても (非適法受粉, Table 2) ほとんど稔実しなかったことから, シロバナサクラタデの強い自家不和合性が示された. それでも見られたわずかな稔実率は, 他の異形花柱性種において見られる自家受粉による稔実率と同じ程度である. 宮城県築館町内沼・同蕪栗沼・埼玉県浦和市田島ヶ原の3調査地の短花柱花個体だけの集団では, 種子生産はあったが非常に少量であった (中尾の観察による). 一般的にいくつかの例外を除き, 異形ずい花は自家不和合性を伴う. 以上の結果からシロバナサクラタデは花の外部形態の二形性と自家不和合性をあわせもつ, 典型的な異形花柱性 (Darwin 1877) を示しているといえる.

花粉数と花粉サイズ: 花型間で有意に花粉サイズが異なり, 短花柱花花粉の方が大きかった (Table 1). Darwin (1877) は花型間の花粉サイ

ズの違いの存在が真の異形花柱性を示すものとして強調した. 一花あたりの花粉生産数については, 阿川沼集団で有意に長花柱花の方が多かった (Table 1). 一般には長花柱花個体の方が花粉は小さく, 数が多い (Ganders 1974). しかし, 他種における花型間の花粉サイズの違いから見ると, シロバナサクラタデは花粉サイズの違いの割に花あたりの花粉数の差が小さく, 補償的な淘汰圧を示唆している.

花粉数と花粉サイズの二型性が投資資源量の違いを表わしているのか, それとも性分配理論上の意味があるのかは明らかではない (Casper 1992). 長花柱花の長い花柱での花粉管競争において大型花粉が有利であることが, 限られた資源を用いての大型花粉の生産を導き, 結果として花粉数の少なさをもたらしけているとも考えられる. あるいは, 大きい花粉は表面積が大きいのでポリネーターあるいは柱頭につきやすく, 受粉に際して少ない数で済むと予想されている (Cruden and Miller-Ward 1981). また, 短花柱花の柱頭が捕らえ得る花粉数が少ないので, それを補償するために長花柱花の生産花粉数が多い可能性もある.

異形花柱性の意義と花粉の流れ: 異形花柱性の意義としては, 適法受粉を促進し, 花粉の無駄を省き (Baker 1964), より効率的な花粉運搬・稔実を導くことが予想された (Ganders 1974). しかしながら, このような適法受粉はいくつかの種で見出されたものの (Ganders 1974, Barrett and Glover 1985), 多くの異形花柱性植物でその効果は非常に小さいことがわかってきた (Ganders

1979).

長花柱花と短花柱花で花粉の大きさに違いがあることから、それを利用して花型間の花粉の動きを解析する方法がある。除雄処理をした花の柱頭に乗った花粉の大きさを測定することにより、その花粉の由来する花型が判別できる。適法受粉が機能しているなら、長花柱花柱頭上には短花柱花花粉が、短花柱花柱頭上には長花柱花花粉が多く付着すると期待できる。シロバナサクラタデにおいても花型間で有意に花粉サイズが異なり、花型の判別に使える。これを利用した観察から、シロバナサクラタデにおいては、自家受粉が多く行なわれてはいるが異形花柱性が適法受粉を促進していること、その適法受粉においては長花柱花から短花柱花への送粉が優勢であること、長花柱花の方が花粉補足量や自家受粉が多いことなどが見出されている (Hiratsuka and Nakao in preparation)。

異形花柱性と性的機能の分化：今回の実験での、適法受粉条件での稔実率は、長花柱花個体（長花柱花雌×短花柱花雄）が上回った。なぜ一方の方向の稔実率が高いのか。人工的に適法受粉させているのだから、双方の柱頭にはそれぞれ充分な量の適法受粉相手の花粉（長花柱花柱頭には短花柱花花粉、短花柱花柱頭には長花柱花花粉）が与えられたはずである。また、実験において各花型個体は同一条件で生育させており、光・栄養条件に関しても不足はない。シロバナサクラタデ自然集団での自然受粉条件による稔実率においても、やはり長花柱花個体の方が高いという明確な違いがあった (Hiratsuka and Nakao in preparation)。これが適法受粉量の差に由来するものなのか、あるいは別の要因によるものなのかは不明である。他の異形花柱性種において、どちらの花型がより雌的であるかについては、稔実率、種子数、交配当たりの稔実種子数などの基準から判断されており、結果も様々である。長花柱花が雌的なもの (Nicholls 1986, Ornduff 1986, Lack and Kevan 1987)、短花柱花が雌的なもの (Barrett 1980)、集団によりどちらかが雌的であるもの (Hicks et al. 1985)、花型間で差がないもの (Ornduff 1980) があり、必ずしも長花柱花が雌機能に専門化しているわけではない。いくつかの異形花柱植物は極

端な機能的性の特殊化・専門化を示すので、機能的には雌雄異株である (Bawa 1980, Muenchow and Grebus 1989)。

シロバナサクラタデの場合、近縁種にサクラタデ *Persicaria conspicua* (Nakai) Nakai があり、花が淡紅色で平開すること以外はよく似ている。この種については異形花柱性を示唆しているもの (家永ほか1982) があるが、やはり雌雄異株とするものが多い (牧野1955, 北村・村田1961, 長田1981, 北川1982, 奥山1984)。しかし、このサクラタデの雄花・雄個体とされているものも実際には稔実するので、やはり二異形花柱性種とすべきである (中尾の観察による)。サクラタデの短花柱花個体だけの集団では、稔実が全く観察されず (宮城県名取市樽水ダム, 仙台市大倉ダム)、シロバナサクラタデの短花柱花個体だけの集団 (宮城県築館町内沼, 同蕪栗沼, 埼玉県浦和市田島ヶ原) でも稔実が確認されたのとは異なる。二種の系統関係と繁殖システムの分化との関係が注目される。

本論を書くにあたって、東北大学大橋広好教授、京都大学河野昭一教授および芝池博幸氏から貴重な示唆をいただいた。佐藤健一氏、佐藤雅俊氏には栽培実験、写真撮影に協力をいただいた。ここに記して感謝する。

¹⁾現住所：千代田化工建設 230 横浜市鶴見区鶴見中央4丁目37-37。

¹⁾Present address: Chiyoda Corporation, 4-37-37 Tsurumi Chuou, Tsurumi-ku, Yokohama, 230 JAPAN.

引用文献

- Behadur B. 1963. Heterostylism in *Oldenlandia umbellata* L. J. Genetics 58: 429-439.
 Baker H. G. 1964. Variation in style length in relation to outbreeding in *Mirabilis* (Nyctaginaceae). Evolution 18: 507-512.
 Barrett S. C. H. 1980. Dimorphic incompatibility and gender in *Nymphoides indica* (Menyanthaceae). Can. J. Bot. 58: 1938-1942.
 —1992. Heterostylous genetic polymorphism: model

- systems for evolutionary analysis. In: S. C. H. Barrett (ed.), *Evolution and function of heterostyly*: 1-29. Springer-Verlag, Berlin.
- and Glover D. E. 1985. On the Darwinian hypothesis of the adaptive significance of tristylly. *Evolution* **39**: 766-774.
- Bawa K. S. 1980. Evolution of dioecy in flowering plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **11**: 15-39.
- Casper B. B. 1992. The application of sex allocation theory to heterostylous plants. In: S. C. H. Barrett (ed.), *Evolution and function of heterostyly*: 209-223. Springer-Verlag, Berlin.
- Cruden R. W. and Miller-Ward S. 1981. Pollen-ovule ratio, pollen size, and the ratio of stigmatic area to the pollen-bearing area of the pollinator: an hypothesis. *Evolution* **35**: 964-974.
- Darwin C. 1877. The different forms of flowers on plants of the same species. John Murray, London.
- Dulberger R. 1974. Structural dimorphism of stigmatic papillae in distylous *Linum* species. *Am. J. Bot.* **61**: 238-243.
- Epstein E. 1972. Mineral nutrition of plants: principles and perspectives. Wiley, New York.
- Ganders F. R. 1974. Disassortative pollination in the distylous plant *Jepsonia heterandra*. *Can. J. Bot.* **52**: 2401-2406.
- 1976. Pollen flow in distylous populations of *Amsinckia* (Boraginaceae). *Can. J. Bot.* **54**: 2530-2535.
- 1979. The biology of heterostyly. *N. Z. J. Bot.* **17**: 607-635.
- Hicks D. J., Wyatt R. and Meagher T. R. 1985. Reproductive biology of distylous partridgeberry, *Mitchella repens*. *Am. J. Bot.* **72**: 1503-1514.
- Hiratsuka A. and Nakao R. Gender specialization of *Persicaria japonica* (Polygonaceae), a distylous species. (manuscript in preparation).
- 家永善文, 岡村はた, 橋本光政, 藤本義昭, 平畑政幸, 前田米太郎, 室井 緯 1982. 図解植物観察辞典 pp. 261-262. 地人書館, 東京.
- 北川政夫 1982. タデ科. 佐竹義輔ほか編 日本野生植物 草本 II pp. 14-26. 平凡社, 東京.
- 北村四郎, 村田 源 1961. 原色日本植物図鑑(中) pp. 308-309. 保育社, 大阪.
- Lack A. J. and Kevan P. G. 1987. The reproductive biology of a distylous tree, *Sarcotheca celebica* (Oxalidaceae) in Sulawesi, Indonesia. *Bot. J. Linn. Soc.* **95**: 1-8.
- 牧野富太郎 1955. 牧野日本植物図鑑増補版 p. 618 and p. 1215. 北隆館, 東京.
- Muenchow G. E. and Grebus M. 1989. The evolution of dioecy from distyly: reevaluations of the hypothesis of the loss of long-tongued pollinators. *Am. Nat.* **133**: 149-156.
- Nicholls M. S. 1986. Population composition, gender specialization, and the adaptive significance of distyly in *Linum perenne* (Linaceae). *New Phytol.* **102**: 209-217.
- 大井次三郎 1953. 日本植物誌 p.470. 至文堂, 東京.
- 奥山春季 1984. 新訂増補原色日本野外植物図譜 3 p.111 and p.514. 誠文堂新光社, 東京.
- Ornduff R. 1980. Heterostyly, population composition, and pollen flow in *Hedyotis caerulea*. *Am. J. Bot.* **67**: 95-103.
- 1986. Comparative fecundity and population composition of heterostylous and non-heterostylous species of *Villarsia* (Menyanthaceae) in Western Australia. *Am. J. Bot.* **73**: 282-286.
- 長田武正 1981. 原色野草観察検索図鑑. p.518. 保育社, 大阪.
- Sokal R. R. and Rohlf F. J. 1969. Biometry. W. H. Freeman, San Francisco.